УДК 595.787:591.616(477.72+477.88)

В. А. Колыбин, Л. М. Зелинская

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

II. Роль соотношения полов

Рассматривая принципы и закономерности динамики численности животных, нельзя обойти роль половой структуры популяции в этих процессах. Еще С. С. Шварц (1969) на богатейшем фактическом материале убедительно показал значение различий в экологии самцов и самок как одного из важнейших биологических механизмов поддержания генетической разнородности популяции, а последнее, как известно, способствует более полному использованию ресурсов среды, резко повышает жизнеспособность популяции и является гарантией ее существования в меняющихся условиях среды.

В литературе имеются довольно многочисленные указания на регуляцию естественным отбором соотношения полов в популяциях. Так, у насекомых с хромосомным и случайным определением пола и гетерогаметными самцами рост популяции не отражается на соотношении полов, тогда как у чешуекрылых (гетерогаметные самки) количество самок уменьшается в линейной зависимости от плотности популяции (Andersen, 1961). Аналогичная зависимость наблюдается у паразитических перепончатокрылых (Bjegovič, 1964; Wülker, 1964; Velthuis, Velthus-Kluppel, 1965; Wylic, 1966; Викторов, 1967, 1968; Кочетова, 1968, 1972; Викторов, Кочетова, 1973; Огибин, 1973 и др.). Имеются указания на то, что скорость поедания пищи и степень ее использования, способность переносить голодание различны у самцов и самок (Попова, 1938; Келус, 1939; Ликвентов, 1954; 1957; Jancovič, 1958; Коломиец, 1962; Leonard, 1970; Керемидчиев, 1972). Определено влияние гигротермических условий на соотношение полов у насекомых (Skuravy, 1952; Maksimovič, 1958; Arbatskaja, 1959; King, Hopkins, 1963; Campbell, 1967; Болдураев, 1972 и др.), а также воздействие паразитизма на все признаки, входящие в понятие полового диморфизма (Wülker, 1964; Bjegovič, 1964; Assem, 1971 и др.). Причины данного явления следует искать в экологических и морфофизиологических различиях самцов и самок, которые обуславливают дифференцированную смертность полов в меняющихся условиях среды. Однако подобные исследования, равно как и значение роли соотношения полов в динамике численности насекомых, вскрыты недостаточно.

В настоящем сообщении описана половая структура популяции непарного шелкопряда в зависимости от экологических факторов и ее роль в динамике численности вредителя. Наблюдения и учеты велись в различных по породному составу и плотности популяции вредителя лесонасаждениях Херсонской и Николаевской областей УССР. На учетных площадках собирали все особи, независимо от стадии развития, причем гусениц доращивали до стадии куколки в капроновых мешках на деревьях. Собранных и разделенных по полу куколок выдерживали в садках до вылета бабочек и паразитов, после чего учитывали степень пораженности паразитами и болезнями самцов и самок. Кроме того, в опытах учитывали скорость созревания самцов и самок путем воспитания особей

из отдельных кладок, фенологию развития вредителя в различных по плотности и кормовым растениям очагах вредителя.

При изучении возможного числа спариваний одного самца с разными самками и влияния многократного спаривания самца на качество потомства каждому самцу предлагали от 1 до 6 самок. Все опыты проведены в 10-тикратной повторности с учетом яйцепродукции самок, степени оплодотворенности яиц, выживаемости гусениц и веса куколок потомства. При изучении роли возраста родителей (бабочек) в определении жизнеспособности потомства устанавливали оптимальный вариант скрещивания особей разного возраста. Были осуществлены все варианты скрещиваний между молодыми, старыми и средневозрастными бабочками (молодые — самцы и самки в возрасте 1—8 часов; средневозрастные — самцы 25—30 часов, самки 25—30 часов; старые — самцы 70—100 часов, а самки 50—75 часов). Повторность опытов 10-тикратная.

Результаты исследований

Половая структура популяции. Определение пола у непарного шелкопряда осуществляется по гетерогаметности самок, а поэтому соотношение полов на стадии яйца должно быть примерно равным (индекс = 0,5). Действительно, анализ соотношения полов в популяциях непарного шелкопряда в различных районах США и Канады показал отсутствие статистически достоверных отличий в численном соотношении полов как в эмбрионах, так и при отрождении гусениц (Campbell, 1967; Leonard, 1970).

Однако, как показывают исследования, к концу развития гусеничной и куколочной стадий наблюдаются существенные сдвиги в соотношении полов под влиянием ряда факторов внешней среды (температуры, влажности, корма, паразитов и болезней) вследствие различной реакции полов непарного шелкопряда. Учеты, проведенные нами на протяжении последних 15 лет в различных типах лесных насаждений Нижнего Приднепровья, показали, что половая структура популяции непарного шелкопряда изменяется на разных фазах градации (табл. 1). В период роста численности (продромальная фаза) в очаге преобладают куколки и бабочки-самки, в эруптивной фазе численность самок снижается больше, чем самцов. Снижается и индекс полов, хотя и не намного. В фазе кризиса численности в популяции значительно преобладают самцы.

Соотношение полов в различных микропопуляциях
(учет на стадии

Лесонасаждение	1971		1972	
	Фаза градации	Половой индекс	Фаза градации	Половой индекс
Дубово-березовые колки (Соленоозерный участок)	Кризис	—	Кризис	0,37
Дубово-березовые колки (Ивано-Рыбальчанский участок)	Кризис	0,30	Кризис	0,41
Ивовое насаждение по р. Солониха	Кризис	0,23	Кризис	0,29
Белоакациевое (Голопристанское лесничество)	Продромальная	—	Эруптивная	0,52

Изменение половой структуры популяции на разных фазах градации непарного шелкопряда обусловлено различной реакцией самцов и самок на изменение среды обитания. Так, для завершения развития гусениц-самок требуется больше энергетических веществ (куколки самок в 3—4 раза крупнее самцов) и поэтому они более чувствительны к изменению качества и количества корма. Отсюда в фазе кризиса численность самок резко уменьшается к концу развития гусениц, как следствие повышенной плотности популяции в очаге и недостатка корма (сильной поврежденности листвы и вынужденного питания листвой менее благоприятных пород).

Экспериментальные выкормки гусениц непарного шелкопряда полностью подтвердили выводы полевых наблюдений. Было установлено, что процент самок в экспериментальной популяции находится в обратной зависимости от плотности популяции вредителя и качества кормового растения. Причем на соотношение полов сказывается не только кормовой режим данного поколения, но и условия существования родительского. Интересно, что при экспериментальной выкормке гусениц на дубе индекс полов всегда выше, чем на березе. При воспитании в одинаковых условиях плотности и на одном и том же корме гусениц, собранных из очагов находящихся в разных фазах градации, установлено, что половой индекс всегда (к моменту вылета бабочек) сдвинут в сторону уменьшения количества самок в вариантах, родительское поколение которых происходит из очагов, находящихся в фазе кризиса, и наоборот, половой индекс близок к 0,5 или выше 0,5 в вариантах, происходящих из очага в фазе роста численности.

Некоторые особенности развития особей разного пола. Можно считать, что гусеницы самцы и самки из яиц одной кладки выходят одновременно, так как значимой разницы в выходе гусениц разного пола из яиц одной кладки нами не установлено. Наблюдения в природе и в эксперименте показали, что обычно продолжительность развития гусениц-самок на 2—8 суток больше, чем самцов. Эта разница тем больше, чем менее благоприятны условия развития. Так, при температуре близкой к оптимальной разрыв между сроками окончания развития самцов и самок составляет 2,0 суток, а при пониженной температуре он увеличивается до 8,2 суток.

Аналогично влияние трофических условий на продолжительность развития гусениц непарного шелкопряда. Обнаружено, что на благопри-

Таблица 1

непарного шелкопряда в 1971—1975 гг.
куколки)

1973		1974		1975	
Фаза градации	Половой индекс	Фаза градации	Половой индекс	Фаза градации	Половой индекс
Продромальная	0,52	Эруптивная	0,60	Эруптивная	0,66
Продромальная	—	Эруптивная	0,60	Эруптивная	0,65
Кризис	0,44	Эруптивная	—	Вспышка	0,45
Эруптивная	0,52	Вспышка	0,60	Кризис	0,47

Таблица 2

Динамика окукливания и вылета самцов и самок из одной кладки при различной плотности расселения гусениц в садках

Дата наблюдения (1975 г.)	Куколки		Бабочки		Дата наблюдения (1975 г.)	Куколки		Бабочки	
	самец	самка	самец	самка		самец	самка	самец	самка
В садке не более 60 особей					В садке не менее 150 особей				
3.VI	2	0	0	0	2.VI	1	0	0	0
5.VI	3	0	0	0	3.VI	3	2	0	0
8.VI	11	1	0	0	7.VI	52	13	0	0
11.VI	18	18	0	0	13.VI	52	11	0	2
17.VI	15	18	3	0	15.VI	49	11	3	0
20.VI	7	18	8	1	17.VI	49	10	0	11
21.VI	7	0	0	18	18.VI	49	21	0	0
23.VI	0	2	7	0	19.VI	0	21	49	0
25.VI	0	0	0	2	27.VI	0	11	0	10
					28.VI	0	0	0	11

ятной кормовой породе (дуб) разница в длительности развития самцов и самок составляла 2—4 суток, а на менее питательном корме (береза, липа) — 6,4 и 8,2 суток соответственно.

Сумма эффективных температур, необходимая для развития куколок-самцов составляет 160 градусодней, а для самок — 150 градусодней. Поэтому продолжительность развития куколок-самцов на 1—3 суток больше, чем самок, при средней продолжительности развития 12,6 и 10,2 дней соответственно. Следует учесть, что вес куколок и их размеры оказывают существенное влияние на продолжительность развития особей.

Динамика окукливания и вылета бабочек из одной кладки такова, что вылет самцов не совпадает с вылетом самок (табл. 2). В период лёта первых самцов выход самок из этой же семьи не наблюдается, а массовый их лёт наступает через 2—3 дня после массового выхода самцов. В период лёта последних самок в популяции самцов почти нет, так как они погибли или улетели в поисках девственных самок.

По наблюдениям многих лет в условиях Нижнего Приднепровья, нами отмечено несовпадение фенологического развития непарного шелкопряда в насаждениях, характеризующихся примерно одинаковой численностью вредителя, но различающихся по породному составу (Колыбин, Зелинская, 1969). Установлено, что выход гусениц из яиц и вылет бабочек наиболее ранний в ивовых насаждениях плавней Днепра. В дубово-березовых колках появление бабочек сдвигается на более поздние сроки, а в акациевых и ольховых насаждениях лёт бабочек происходит на 6—7 дней позже, чем в плавнях.

Наблюдения в природе и в эксперименте показали, что в условиях повышенной плотности популяции метаморфоз особей происходит быстрее, чем в условиях нормальной и малой численности (Колыбин, Зелинская, Киреева, 1975). Так, по наблюдениям 1975 г. в плавневых насаждениях вдоль р. Солонихи с плотностью яйцекладок вредителя 8,7 шт/дерево к 23 июня окуклилось 90% гусениц, в то время как в насаждениях с низкой плотностью яйцекладок (0,14 шт/дерево, вдоль р. Чайка) появились лишь первые куколки самцов, а 30 июня здесь окуклилось только 70% особей. Аналогичную зависимость скорости развития от плотности популяции непарного шелкопряда мы наблюдали и в дубово-березовых колках Черноморского заповедника. Здесь на участке с плотностью

яйцекладок 0,1 шт/дерево к 26 июня окуклилось 67% гусениц, бабочек еще не было, а на другом участке с плотностью 0,6 кладок/дерево окуклилось 93% гусениц и из 10% куколок вылетели бабочки.

Поражаемость полов паразитами и болезнями. Поражаемость полов непарного шелкопряда паразитами учтена лишь на стадии куколки, так как на других стадиях развития вредителя такой учет невозможен из-за сложности различения пола особей по внешним признакам.

Основными паразитами куколок непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье являются мухи-саркофагиды *Parasarcophaga harpax* Pand., *P. portschinski* Rold., *Pseudosarcophaga affinis* Fall. Начало заражения ими вредителя приходится на конец гусеничной стадии и предкуколку, а коконирование паразитов происходит в конце метаморфоза непарного шелкопряда. В целом, в очагах массового размножения эти паразиты могут уничтожить до 90% куколок вредителя.

Как видно из табл. 3, во всех насаждениях, независимо от фазы градации непарного шелкопряда, куколки самцов поражаются в большей степени, чем куколки самок. Возможно, это связано с тем, что предкуколочная стадия у самцов наступает раньше, чем у самок, и все имеющиеся в биоценозе мухи-саркофагиды обрушиваются, в первую очередь, на самцов, а ко времени появления поражаемой стадии у самок непарного шелкопряда число яйцекладущих саркофагид уменьшается. Кроме того, гусеницы-самки крупнее и сильнее самцов, а потому активней сопротивляются внедрению в их тело личинок саркофагид. Подтверждением вышеизложенному может служить и тот факт, что в очагах, где численность вредителя нарастает, разница в поражаемости полов паразитами гораздо больше, чем в затухающих очагах.

Таблица 3

Поражаемость паразитами куколок разного пола на разных фазах градации

Лесонасаждение	Год	Фаза градации	Половой индекс	Количество паразитированных, %		Различие в пораженности полов, %
				самцов	самок	
Белоакациевое (г. Гопри)	1972	Эруптивная	0,52	41	37	4
Дубово-березовые колки (Соленоозерный участок)	1972	Кризис	0,32	82	66	16
Ивовое по р. Солониха	1972	Кризис	0,29	50	42	8
Белоакациевое (урочище Аджигол)	1972	Кризис	0,22	89	90	1
Белоакациевое (г. Гопри)	1973	Вспышка	0,52	38	26	12
Белоакациевое (г. Гопри)	1975	Кризис	0,47	76	68	8
Дубово-березовые колки (Соленоозерный участок)	1975	Эруптивная	0,66	55	19	36
Ивовое по р. Солониха	1975	Кризис	0,45	44	32	12
Ивовое по р. Чайка	1975	Эруптивная	0,50	32	20	12
Белоакациевое (урочище Кротки)	1975	Эруптивная	0,60	80	52	28

О различиях в гибели полов от болезней можно судить по такому показателю, как выживаемость особей разного пола в очагах возникновения эпизоотий. Так, в 1972 г. в насаждениях белой акации (урочище Аджигол) вспышка массового размножения непарного шелкопряда полностью затухла в результате развития полиэдрии. Из оставшихся в жи-

вых особей непарного шелкопряда самки составили 22, а самцы — 78%. В искусственно инфицированных очагах вредителя также выживает до 70% самцов и 30% самок (Чугунин, 1958; Колыбин, Зелинская, 1974). Эти данные свидетельствуют о большей чувствительности самок к возбудителям болезней. В целом, приведенные выше данные о поражаемости особей вредителя паразитами и болезнями указывают, что эти биологические факторы регулируют не только численность непарного шелкопряда (смертность особей), но и соотношение полов в популяции.

Роль многократного спаривания особей. Свой брачный полет самцы непарного шелкопряда начинают обычно в сухую солнечную погоду через 30—60 минут после выхода из куколочной оболочки и летят на запах самок-девственниц. Самцы в поисках самок могут преодолевать расстояние до 10 и более километров.

Самка непарного шелкопряда тотчас же после выхода из куколки способна привлекать самцов: нередки случаи спаривания самца с необсохшей, только что вышедшей из куколки самкой. Продолжительность существования девственной самки до 80 часов, после чего она откладывает неоплодотворенные яйца. А общая длительность жизни бабочки, копулировавшей с самцом и отложившей яйца, до 8,5 суток. В лесонасаждениях Нижнего Приднепровья самки малоподвижны и не улетают далеко от места выхода из куколочной оболочки (Колыбин, Зелинская, 1975), хотя иногда в маловетренную погоду могут перелетать до 200—250 м, стремясь попасть в наиболее освещенные части насаждения.

Самка копулирует только с одним самцом. Во всех опытах, когда самке непарного шелкопряда предлагали несколько свежих молодых самцов, она копулировала лишь с одним, потеряв всякую аттрактивность для других. Вскоре после копуляции самка откладывает яйца. Как правило, оплодотворение яиц совершается в один прием, но в 7% случаев нами наблюдалась повторная копуляция с одним и тем же самцом с промежутками между копуляциями в 15, 30, 90, 180 и 240 минут. Такие дополнительные копуляции отмечены как у крупных, так и у мелких бабочек. Причина их связана, вероятно, с помехами во время спаривания.

Нами были проведены опыты по выяснению избирательной способности самки в выборе партнера. Для этого самке, помещенной в садок 50×50×50 см, предлагали в одном случае нескольких самцов, различающихся по размеру, в другом — по возрасту. Установлено, что самки в своем поведении не проявляют каких-либо признаков, свидетельствующих об их избирательной способности. Обычно активная борьба за самку происходит между самцами, а преимущество имели всегда наиболее крупные и молодые самцы, избирающие для копуляции, в первую очередь, наиболее крупных самок.

По наблюдениям Пятницкого (1935), в лесонасаждениях Крыма самцы непарного шелкопряда обычно оплодотворяют до 10 самок. По нашим данным, количество самок, которое способен оплодотворить один самец нижнеднепровской популяции, зависит как от размеров самца, так и самки (табл. 4). Крупный молодой самец полностью оплодотворяет яйца у 4—5 крупных и средних самок, мелкий молодой самец оплодотворяет 3—4 мелких самок или лишь одну крупную самку. Оплодотворяющая способность старых самцов очень ограничена (1—2 самки).

Продолжительность копуляции у непарного шелкопряда зависит от размера особей. Обычно, чем крупнее самка, тем продолжительнее копуляция, причем мелкому самцу требуется больше времени для оплодотворения всех яиц у самки, чем крупному. Перерывы между копуляциями одного самца с разными самками длятся от 20 до 90 минут, а в отдельных случаях и до суток, и их длительность также зависит от размера

Таблица 4

Количество бабочек-самок, оплодотворяемых одним самцом, и продолжительность копуляции

Самец	Самка	Среднее количество оплодотворяемых самок	Продолжительность копуляции, мин
Мелкий молодой	Мелкая	3,5	110
	Средняя	3	—
	Крупная	2 *	150
Средний молодой	Мелкая	3	100
	Средняя	5	144
	Крупная	4 *	135
Крупный молодой	Средняя	4,5	—
	Крупная	4	98
Крупный старый	Средняя	3 *	86
	Крупная	2	—

* У последней самки яйца оплодотворены неполностью.

особей и необходима для восстановления сил после каждого спаривания и временно утраченной способности реагировать на запах самки. В течение этого периода самцы большей частью малоподвижны и малоактивны.

Наблюдения за потомством самок, различающимся очередностью спаривания с одним и тем же самцом, показали, что ни возраст самца, ни многократное спаривание самца не оказали существенного влияния на качество потомства (табл. 5). В наших опытах оплодотворенность яиц у 4 самок, копулировавших с одним самцом, почти не отличалась, а у 5-й по очереди спаривания самки процент неоплодотворенных яиц был выше, чем у 4 предыдущих, однако достоверность разницы недостаточно высока, чтобы с полной уверенностью говорить о снижении оплодотворяющей способности самца при спаривании с несколькими самками. Остальные показатели качества потомства: выживаемость гусениц и куколок, яйцепродукция, соотношение полов также мало различались.

Таблица 5

Показатели жизнеспособности потомства при различной очередности спаривания самки с одним самцом

Очередность спаривания самки	Количество неоплодотворенных яиц, % (1975 г.)	Среднее количество яиц, отложенных каждой самкой	Половой индекс (1975 г.)	Выживаемость, % (1975 г.)	Коэффициент размножения	
					1974	1975
Первая	2,32±1,85	317±6	0,35±0,09	5±2	31,17±5,8	5,54±2,6
Вторая	2,84±2,65	291±14	0,39±0,09	9±4	20,91±5,4	10,21±2,4
Третья	0,21±0,13	257±4	0,35±0,05	5±2	32,18±2,6	4,49±1,8
Четвертая	2,75±2,40	248±5	0,21±0,09	6±4	11,15±3,0	3,12±2,4
Пятая	9,78±5,35	352±13	0,45±0,01	11±1	19,69±3,8	17,42±1,7

Влияние возраста родителей на качество потомства. Анализу влияния физиологического состояния родителей на потомство насекомых посвящено значительное количество работ (Labeyrie, 1973). Принято, что нормальное изменение физиологии матери во время

старения влияет на потомство. Это влияние возраста, которое не предполагает вмешательства определенных факторов внешней среды, выступает, таким образом, как элемент, который может участвовать в поддержании гетерогенности в потомстве. Однако данных по влиянию возрастных изменений родителей на качество потомства непарного шелкопряда в литературе мы не нашли, хотя эти данные очень существенны при рассмотрении вопроса о роли соотношения полов в динамике численности популяции.

Результаты наших экспериментальных исследований, отражающие значение различных показателей качества потомства у разных по возрасту пар бабочек представлены в табл. 5, 6 и 7. Как видно из приведенных материалов, влияние возраста самца на его оплодотворяющую способность несущественно, ибо достоверность разницы в проценте неоплодотворенных яиц у пар одинаковых по возрасту самок, но различающихся по возрасту самцов, невелика. От возраста матери оплодотворяемость яиц, видимо, также не зависит. Но интересно, что в ряде случаев опло-

Таблица 6

Смертность потомства от различных по возрасту родителей (1975 г.)

Возраст родителей		Количество неоплодотворенных яиц, %	Смертность, %		
самец	самка		эмбрионов	гусениц	куколок
Молодой	Молодая	1,12±0,60	16,8±5,11	76,3±5,80	18,9±5,87
Молодой	Средняя	0,67±0,31	17,7±5,55	67,2±7,51	13,6±4,57
Молодой	Старая	1,51±0,76	17,01±5,10	48,9±15,90	16,2±6,54
Средний	Молодая	1,13±0,85	41,5±9,77	75,8±7,00	19,4±4,72
Средний	Средняя	1,45±0,99	35,2±17,60	67,1±5,90	6,1±1,73
Средний	Старая	1,57±1,08	37,08±10,80	80,2±8,28	39,7±17,10
Старый	Молодая	0,35±0,15	5,50±1,67	82,8±6,74	15,7±2,59
Старый	Средняя	0,75±0,32	51,98±16,50	86,3±6,67	22,0±1,00
Старый	Старая	5,65±3,12	4,57±8,00	82,2±3,03	15,2±4,87

Таблица 7

Влияние возраста родителей на качество потомства (1975 г.)

Возраст родителей		Средний вес 1 яйца, мг (в материнском поколении)	Показатели жизнеспособности потомства			
самец	самка		Количество отложенных яиц, шт.	Половой индекс	Выживаемость, %	Коэффициент размножения (× 100)
Молодой	Молодая	0,63±0,084	284±13	0,42±0,04	16±2	1908,5±305
Молодой	Средняя	0,48±0,052	221±41	0,43±0,03	20±5	1820,6±682
Молодой	Старая	0,61±0,030	323±18	0,38±0,09	17±8	2086,6±0,03
Средний	Молодая	0,58±0,039	238±13	0,38±0,08	14±3	1266,0±380
Средний	Средняя	0,59±0,010	257±26	0,47±0,02	19±4	2295,0±0,01
Средний	Старая	0,59±0,033	156±19	0,37±0,002	2±0,8	115,0±50
Старый	Молодая	0,70±0,025	325±39	0,44±0,015	11±5	1573,0±739
Старый	Средняя	0,62±0,033	344±26	0,37±0,04	7±2	924,0±276
Старый	Старая	0,54±0,029	193±28	0,41±0,06	79±0,9	712,0±156,7

дотворяемость яиц находилась в прямой зависимости от веса самки ($p = 88—90\%$).

Анализ влияния возраста бабочек-самок на смертность эмбрионов и гусениц в яйцах непарного шелкопряда показывает, что во всех случаях сравнения пар особей с одинаковыми по возрасту самцами, но различающихся возрастом самок, смертность была выше в 2,5—6,7 раза у всех пар с более старой бабочкой-самкой ($p > 95\%$). Что же касается возраста самцов, то его влияние на смертность эмбрионов менее определенно, хотя смертность яиц в большинстве случаев была ниже у самок, оплодотворенных зрелыми самцами, чем молодыми ($p > 90\%$). Наиболее низкая выживаемость непарного шелкопряда на гусеничной и куколочной стадиях была у потомков от старых бабочек ($p = 99\%$). Самая высокая выживаемость отмечена у потомства от спаривания средневозрастных родителей; высокую выживаемость дает также сочетание в паре молодого самца со средневозрастной самкой ($p = 98—99\%$). Плодовитость, также как и выживаемость потомства, была наиболее низкой у старых родителей ($p = 91—97\%$). Влияние же возраста каждого родителя в отдельности проявляется менее четко.

Половой индекс в целом коррелирует с выживаемостью. Однако достоверной связи выживаемости особей разного пола с возрастом одного из родителей установлено не было, так как при сравнении 36 вариантов разновозрастных пар лишь в 2 установлена разница в величине полового индекса с достоверностью $p > 95\%$. Коэффициент размножения, как и основные его слагаемые — выживаемость и плодовитость, был самым низким у потомства старых особей ($p = 99,9\%$), а самый высокий коэффициент размножения был у средневозрастных родителей. Однако анализ влияния возраста каждого родителя в отдельности на энергию размножения потомства не дает основания с твердой уверенностью утверждать существование какой-либо определенной зависимости между ними.

Обсуждение результатов

Оценивая отмеченные выше особенности биологии развития особей разного пола и изменений половой структуры популяции во времени и пространстве с точки зрения полезности их для существования популяции в меняющихся условиях среды, следует прежде всего рассмотреть роль различной продолжительности онтогенеза самцов и самок непарного шелкопряда. Как мы уже отмечали, благодаря различной длительности развития особей разного пола, из одной кладки бабочки-самцы появляются намного раньше бабочек-самок, что исключает близкородственное скрещивание между потомками одной пары и возникновение инбридинга. А последний, как известно, ведет к инбредной депрессии, проявляющейся в потере плодовитости, увеличении подверженности заболеваниям, аномалии роста и нарушениям обмена веществ в организме.

Таким же приспособлением вида для обеспечения генетической разнородности или однородности популяции в зависимости от условий среды являются, очевидно, различия в фенологии вредителя в очагах, отличающихся по породному составу кормовых растений. Изучение динамики численности непарного шелкопряда в лесонасаждениях Нижнего Приднепровья в 1956—1975 гг. показало, что даже в пределах одного типа насаждений вредитель распределяется неравномерно: наряду с местами единичной встречаемости кладок, создаются очаги с высокой плотностью популяции. А как нами установлено, в очагах с высокой плотностью

(тип В) скорость метаморфоза особей выше, чем в очагах с низкой плотностью вредителя (тип Н).

Как видно из рис. 1 и 2, первые наиболее ранние самцы в очагах типа В не находят самок ни в своем очаге, ни в соседних очагах типа Н, и так как их вес обычно невелик (250—350 мг), то живут они недолго и

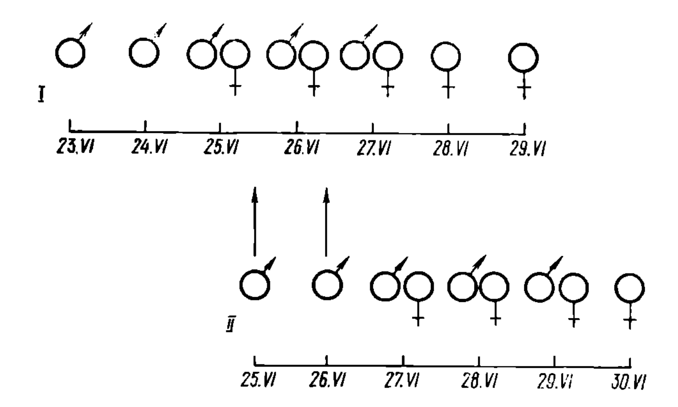


Рис. 1. Схема выхода бабочек из куколок и разлета самцов в очагах с различной плотностью вредителя:
I — очаг с высокой плотностью вредителя (тип В); II — очаг с низкой плотностью (тип Н).

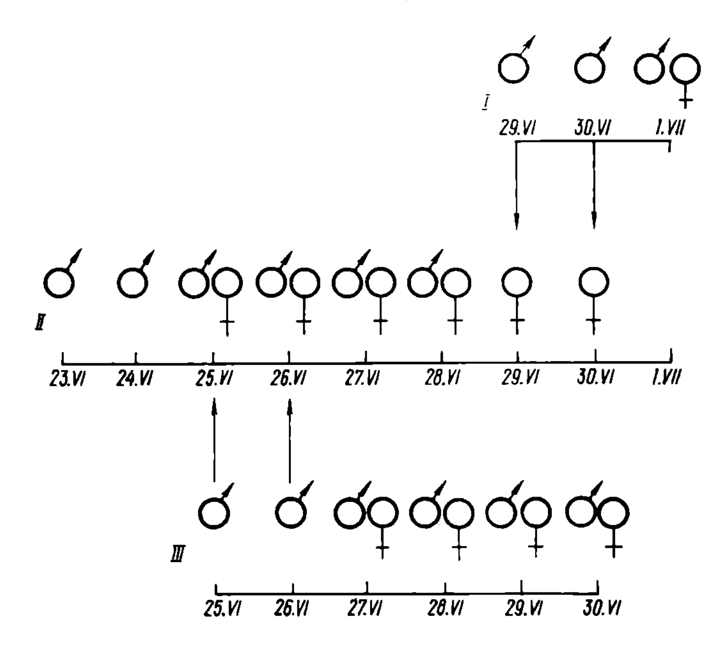


Рис. 2. Схема выхода бабочек из куколок и разлета самцов в различных насаждениях:
I — белая акация; II — ива; III — дуб.

погибают, не дождавшись появления самок и не оставив потомства. Самки же из очагов типа В оплодотворяются частично более поздними самцами из своего очага, но большей частью самцами прилетевшими из очагов типа Н. Далее, первые самцы в очагах типа Н, не найдя самок в своем очаге (вылет их совершается позже), вынуждены совершать

перелеты в другие места в поисках самок. Поскольку они крупнее и моложе, чем самцы из очагов типа В, конкурентоспособность их в борьбе за самку выше. В очагах типа Н спаривание самок происходит, в основном, со своими самцами. Самцы в таких очагах крупные, могут прожить до 4—5 суток и дождаться вылета бабочек-самок. Увеличение возраста самцов, участвующих в спаривании, не оказывает отрицательного влияния на выживаемость и продуктивность потомства, но в таких очагах половой индекс ⩾0,5, а если учесть, что часть самцов улетела в очаги типа В, то на одного самца здесь приходится по несколько самок. Многократные спаривания самца с несколькими самками, как было показано выше, существенно не отражаются на репродуктивном потенциале самок. Однако в результате спаривания одного самца с несколькими самками увеличивается генетическая однородность популяции, сужаются границы адаптивности ее к условиям среды, что значительно подрывает возможности популяции к нарастанию численности в последующих поколениях и ведет к затуханию вспышки. В результате спаривания особей, вышедших из очагов с различными условиями развития, происходит перемешивание генотипов в очагах повышенной плотности, повышается гетерозиготность в потомстве у немногих уцелевших особей, что исключает полное вымирание непарного шелкопряда и создает предпосылки для нового роста численности в случае наступления благоприятных условий. Популяция по существу возвращается в исходное состояние, в котором она была до начала вспышки массового размножения.

Плавневые леса в Нижнем Приднепровье являются постоянной резервацией непарного шелкопряда. Очаги массового размножения его формируются в первую очередь здесь, хотя, казалось бы, микроклиматические условия плавней мало отвечают экологическим требованиям этого ксерофильного вида. Возникновение первичных очагов скорее можно было бы ожидать в дубово-березовых колках, характеризующихся большой изреженностью насаждения и ксерофитностью. По нашему мнению, причины возникновения первичных очагов в плавневых лесах заключаются в более ранних сроках начала развития там вредителя, по сравнению с другими насаждениями. К моменту появления первых бабочек в дубовых и белоакациевых насаждениях в ивовых лесах идет массовый выход бабочек-самок, и самцы дубовой и акациевой микропопуляций летят на спаривание в плавни. Здесь в результате скрещивания дубовых и акациевых самцов с ивовыми самками возникают гибриды, обладающие повышенной жизнеспособностью и плодовитостью, широкой экологической пластичностью. Численность вредителя увеличивается, расширяется площадь очага. Благодаря систематическим залетам самцов из других насаждений в плавневых ивовых лесах постоянно поддерживается гетерогенность популяции. Этим, видимо, и объясняется постоянное наличие там очагов непарного шелкопряда. Обратное движение самцов из ивовых насаждений в дубовые, акациевые и другие (рис. 1 и 2) может происходить в очень ограниченных масштабах, и здесь, вероятно, действуют другие механизмы поддержания гетерогенности популяции.

Нами установлено, что наиболее отрицательно отражается на выживаемости потомства сочетание старых бабочек. Однако в природе такое сочетание возрастов складывается очень редко, так как благодаря хорошим летным способностям и чувствительному обонянию самцы быстро находят самок в радиусе до 10 км. Задержку в спаривании может вызвать прохладная погода с продолжительными дождями в период массового выхода бабочек-самок (Бенкевич, 1966). Но так как выход бабочек непарного шелкопряда на юге Украины приходится на июль (самый жаркий месяц в году с наименьшим числом пасмурных дней), то случаев

задержки спаривания почти не бывает. Поэтому возраст родительских пар в условиях Нижнего Приднепровья имеет небольшое значение в регуляции численности популяции непарного шелкопряда, по сравнению с такими факторами, как скорость развития полов и дифференцированная смертность особей разного пола.

Установленная нами закономерность изменения половой структуры популяции непарного шелкопряда на разных фазах градации свидетельствует о том, что в природе соотношение полов контролируется естественным отбором, поскольку определенное соотношение полов необходимо для воспроизведения оптимальной численности вида и поддержания наследственной изменчивости. Так, если погодные условия складываются благоприятно для развития вредителя, то все приспособительные реакции, направленные на обеспечение максимальной биопродуктивности популяции, реализуются. Отсюда, в продромальной фазе численности в популяции выживает больше самок, растет их плодовитость. Недостаток самцов не приводит к уменьшению численности вида, так как один самец оплодотворяет до 5 самок. Благодаря оплодотворению самок ограниченным числом самцов, возрастает однородность популяции, которая, однако, не мешает сохранению вида на данной территории и началу роста численности. В эруптивной фазе численное преобладание самцов в популяции обеспечивает оплодотворение самок разными самцами (как за счет местных, так и прилетевших из других очагов). Повышается гетерогенность популяции, возникают экологические гибриды, обладающие значительной адаптивностью и экологической валентностью. Ухудшающиеся условия среды (абиотические и биотические) в фазе кризиса численности ведут к массовой гибели особей в популяции. Однако устанавливающаяся новая структура популяции позволяет вновь выживать виду в наступающей после кризиса новой экологической ситуации.

Таким образом, гетеропопулятивность вида, растянутый во времени лёт бабочек и отмеченные особенности размножения нижнеднепровской популяции непарного шелкопряда являются биологически полезными приспособлениями. Они обеспечивают соединение различных наследственностей и широкую приспособленность дочерних организмов к существованию в более разнообразных условиях, и тем самым являются существенным моментом в биологических механизмах регуляции численности вредителя.

ЛИТЕРАТУРА

Бенкевич В. И. Вспышки массового размножения непарного шелкопряда Ocneria dispar L. (Lep., Lipar.) в Европейской части СССР в связи с колебаниями солнечной активности, циркуляционными преобразованиями атмосферы, климатом и погодой. В кн.: Экология и систематика животных, вып. 4, 1966, с. 3—14.

Болдураев В. О. О закономерности размножения сибирского шелкопряда (Dendrolimus sibiricus Ts.).— Труды XIII Междунар. энтомол. конгр., т. III. М., 1972, с. 15—16.

Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки). М., «Наука», 1976. 271 с.

Викторов Г. А. Влияние плотности популяции на соотношение полов у Trissolcus grandis Th. (Hymenopt.) — Зоол. журн., 1968,4, вып. 7, с. 1035—1038.

Викторов Г. А., Кочетова Н. И. О регуляции соотношения полов у Dalhominus fuscipennis Zeff. (Hymenoptera).— Энтомол. обозр., 1973, 5, № 3, с 651—657.

Келус О. Г. О роли кормовых растений в развитии непарного шелкопряда.— Зоол. журн., 1939, 18, вып. 6, с. 1010—1020.

Керемидчиев М. Т. Динамика градации непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) в НР Болгарии.— Труды XIII Междунар. энтомол. конгр., т. III, М., 1972, с. 51—54.

Коломиец Н. Г. К характеристике внутривидовых взаимоотношений сибирского шелкопряда Dendrolimus sibiricus Tschv. (Lep.). В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск. 1962, с. 135—136.

Колыбин В. А., Зелинская Л. М. Эколого-физиологические особенности популяций непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье. I. Структура популяции.— Вестн. зоол., 1969, № 3, с. 37—42.
Колыбин В. А., Зелинская Л. М. О перспективах биологического метода борьбы с нижнеднепровской популяцией непарного шелкопряда. В кн.: Патология членистоногих и биологические средства борьбы с вредными организмами (тез. докл. I Киевской город. конф.). К., Изд-во КГУ, 1974, с. 97—99.
Колыбин В. А., Киреева И. М., Зелинская Л. М. Биологические основы динамики численности непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.). Сообщение I. Плодовитость.— Вестн. зоол., 1974, № 2, с. 61—65.
Колыбин В. А., Зелинская Л. М. Роль поведения в динамике численности непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье. В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. К., «Наукова думка», 1975, с. 75—82.
Кочетова Н. И. Соотношение полов у Anastatus disparis Ruch (Hymenoptera, Eupelm) при развитии его на разных хозяевах. — Зоол. журн., 1968, 47, вып. 10, с. 1572—1574.
Кочетова Н. И. Влияние плотности популяции самок трихограммы обыкновенной на соотношение полов в их потомстве.— Экология, 1972, № 3, с. 84—86.
Ликвентов А. В. Влияние режима питания на рост и развитие непарного шелкопряда.— Труды ВИЗР, 1954, вып. 6.
Ликвентов А. В. Влияние смены пищи в поколениях на развитие непарного шелкопряда.— Труды ВИЗР, 1957, вып. 8, с. 89—98.
Огибин Б. Н. Соотношение полов и размеры жуков молодого поколения при различной плотности населения Ips. typographus (Coleoptera, Ipidae).— Зоол. журн., 1973, 52, вып. 9, с. 1417—1419.
Попова А. И. Калифорнийская щитовка.— Защита растений, 1938, № 17, с. 61—77.
Пятницкий Г. К. Факторы, способствующие и ограничивающие массовые вспышки непарного шелкопряда в Крыму. В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., Биомедгиз, 1935, с. 100—119.
Чугунин Я. В. Непарный шелкопряд. М., Сельхозгиз, 1958.
Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных (экологические механизмы эволюционного процесса).— Труды Ин-та экол. растений и животных, вып. 65. Свердловск, 1969, с. 1—199.
Andersen F. S. Effect of density on animal sex ratio.— Oikos, 1961, 12, N 1, p. 1—6.
Arbatskaja H. K otarke pomeru pohlavia spiadaca americkeno (Hyphantria cunea Dr.) a jcho plodnosti na uzemi slovenska.— Polno hospodarstvo, 1959, R. 6, c. 2, 243—260.
Assem J. van den. Some experiments on sex regulation in the pteromalid Leriophagus dustinguendus.— Neth. J. Zool., 1971, 21, N 4, p. 373—402.
Bjegovič P. The sex ratio dependence of buastatus disparis according to the embryo stage of gypsy moth Lymantria dispar L.— Zast Bilja, 1964, 81, p. 569—576.
Campbell R. W. Studies on the sex ratio of the gypsy moth.— Forest Sci., 1967, 13, N 1, p. 19—22.
Jancovič L. Dinamica populacije gubara u jakovačkon Ključu.— Zaštita bilja, 1958, N 4, s. 42—50.
King P. E., Hopkins C. R. 1963. Length of the sexes in Nasonia vitripennis Walker (Hymenoptera, Pteromalidae).— J. Exptl. Biol., 1963, 40, N 4, p. 751—761.
Labeyrie V. B. Влияние физиологического состояния родителей на потомство у насекомых.— Журн. общ. биол., 1972, 28, № 1, с. 30—49.
Leonard D. E. Effects of starvation on behaviour, number of larval instars, and developmental rate of porthetria dispar L.— J. Insect. Physiol., 1970, 16, N1, p. 25—31.
Leonard D. E. Feeding rythm in larvae of the gypsy moth.— J. Econ. Entomol., USA, 1970, N 5, p. 1454—1457.
Maksimovič M. Experimentalna instazivanja o dejstvu temperature na individualno razvice i populatinu dinamiku gubara Liparis dispar L.— Biol. Inst. N.R. Srbje. Posebna izdanjaknja, 1958, 3.
Skurhavy V. Отношение полов у гусениц 1-й стадии развития Lymantria dispar L. u L. monacha L.— Věstik českosl. Zool. spalečn., 1952, 16, N 1—2, s. 151—162.
Velthuis H. H. W., Velthuis-Kluppel F. M. Some aspects of the biology and population dynamics of Nasonia vitripennis Walker (Hymenoptera, Pteromalidae).— Entomol. Exp. Appl., 1965, 8, N 3, p. 205—227.
Wülker W. Parasite-indused changes of internal external sex characters in insects.— Exptl. Parasitol., 1964, 15, N 6, p. 561—597.
Wylie H. G. Some mechanisms that effect the sex ratio of Nasoni vitripennis Walk. (Hymenoptera, Pteromalidae) reared from superparasitized house fly pupae.— Canad. Entomol., 1966, 98, N 6, p. 645—653.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
10.XII 1975 г.